

DOI: 10.5846/stxb201707051215

张萍, 章广琦, 赵一婷, 彭守璋, 陈云明, 曹扬. 黄土丘陵区不同森林类型叶片-凋落物-土壤生态化学计量特征. 生态学报, 2018, 38(14): - .

Zhang P, Zhang G Q, Zhao Y P, Peng S Z, Chen Y M, Cao Y. Ecological stoichiometry characteristics of leaf-litter-soil interactions in different forest types in the Loess hilly-gully region of China. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(14): - .

黄土丘陵区不同森林类型叶片-凋落物-土壤生态化学计量特征

张 萍¹, 章广琦¹, 赵一婷¹, 彭守璋^{2,3}, 陈云明^{2,3}, 曹 扬^{2,3,*}

1 西北农林科技大学林学院, 杨凌 712100

2 西北农林科技大学黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100

3 中国科学院水利部水土保持研究所, 杨凌 712100

摘要: 采用野外调查与室内分析相结合的方法, 测定了黄土丘陵区主要人工林(刺槐、小叶杨和油松)和天然次生林(辽东栎、麻栎和白桦)中乔叶、凋落物以及土壤的碳(C)、氮(N)和磷(P)含量, 探讨不同森林类型叶片-凋落物-土壤生态化学计量特征差异, 旨在进一步了解研究区森林生态系统的养分供求现状。结果表明: 1) 人工林叶片和凋落物的 C 含量大于天然次生林, N、P 含量均小于天然次生林, 叶片和凋落物 C:N 和 C:P 值均表现为人工林大于天然次生林; 2) 人工林中土壤的 C、N、P 含量及化学计量比的显著性差异主要集中在土壤表层(0—10cm), 而天然次生林则集中在 10—50cm 的土层, 随着土层深度增加, 二者的 C、N、P 含量逐渐减小; 3) 人工林 N 含量在叶片与凋落物间为显著正相关, 天然次生林 N 含量在凋落物与土壤间为极显著正相关, C:P 值在叶片与土壤间则为显著负相关, 其余各指标无显著相关性。揭示了除刺槐和辽东栎的生长受 P 限制外, 其余各树种均受 N 限制, 人工林凋落物的分解速率较快, 且人工林土壤 P 有效性高于天然次生林, 这些研究结果可为我国黄土丘陵区的植被恢复与重建工作提供理论依据。

关键词: 黄土丘陵区; 人工林; 天然次生林; 养分含量; 生态化学计量

Ecological stoichiometry characteristics of leaf-litter-soil interactions in different forest types in the Loess hilly-gully region of China

ZHANG Ping¹, ZHANG Guangqi¹, ZHAO Yiping¹, PENG Shouzhang^{2,3}, CHEN Yunming^{2,3}, CAO Yang^{2,3,*}

1 College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

2 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on Loess Plateau, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

3 Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

Abstract: This study measured the C, N, and P concentrations in the leaves, litter, and soil of plantations (*Robinia pseudoacacia*, *Populus simonii*, and *Pinus tabulaeformis*) and natural secondary forests (*Quercus wutaishanica*, *Quercus acutissima*, and *Betula platyphylla*) in the hilly-gully region of the Loess Plateau by combining field investigations with laboratory analyses. We explored the ecological stoichiometry characteristics of leaf-litter-soil interactions in different forest types in order to understand the nutrient supply-demand status of different forest ecosystems. The results showed that 1) for leaves and litter, the C concentration was higher in plantations than in natural secondary forests, whereas the concentrations of N and P were higher in natural secondary forests than in plantations. The C:N and C:P ratios of the leaves and litter were higher in plantations than in natural secondary forests. 2) The significant differences between C, N, and P regarding

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFC0501703, 2017YFC0504605); 国家自然科学基金项目((41201088, 41601058, 41771556)); 中国科学院“西部之光”人才培养引进计划

收稿日期: 2017-07-05; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yang.cao@nwsuaf.edu.cn

the stoichiometric ratios of soil were mainly concentrated at the soil surface (0—10cm) in plantations, while in natural secondary forests these differences were found deeper in the soil layer (10—50cm). With an increase in soil depth, the C, N, and P concentrations gradually decreased. 3) The N concentration in the leaves showed significant positive correlation with the litter in the plantations; the N concentration of litter showed significant positive correlation with the soil in the natural secondary forests, and the C:P ratio in the leaves showed significant negative correlation with that of the soil ($P < 0.05$); and there were no significant differences in the remaining indicators. These results revealed that the growths of *R. pseudoacacia* and *Q. wutaishanica* were limited by P, other trees were restricted by N, the decomposition rate of litter was higher in plantations than in natural secondary forests, and the soil P was higher in plantations than in natural secondary forests. The results of this study could provide a theoretical basis for vegetation restoration and reconstruction in the Loess hilly-gully region of China.

Key Words: Loess hilly-gully region; plantation; natural secondary forest; nutrient concentration; ecological stoichiometry

碳(C)、氮(N)、磷(P)作为组成植物体的基本元素,对植物的生长发育及其功能运行具有重要意义^[1],土壤中N、P元素限制着植物的生长发育^[2]。凋落物是森林生态系统养分的储藏库,也是植物和土壤间养分传递的枢纽,植物中的养分通过微生物等对凋落物的分解作用进入土壤,同时土壤也为植物提供各种必需养分元素^[3]。因此,植物、凋落物、土壤之间养分供求关系的研究具有重要意义,而生态化学计量学为这方面的研究提供了有效手段^[4-5]。生态化学计量学是一门研究生态系统间多重元素以及能量平衡的学科^[6],它结合了生物学与化学、物理学等多种学科理论^[7],统一了分子、细胞、有机体、种群、生态系统和全球尺度等生物学科层次^[8],可为森林生态系统养分循环与限制的研究提供新的思路和研究手段^[9]。

植物、凋落物、土壤是陆地森林生态系统的重要组成部分,三者构成了一个连续体。目前,关于生态系统中各组分的化学计量特征的研究已有报道,McGroddy等^[10]在全球尺度上研究了森林生态系统的生态化学计量特征,结果表明全球森林生态系统植物叶片的C、N、P原子比为1212:28:1,凋落物的C、N、P原子比为3007:45:1,且凋落叶片的C与N、P的比值大于新鲜叶片,反映了陆生植物中具有富碳结构特征的植物比例在增加。Reich和Oleksyn等^[11]分析了森林生态系统土壤与植物叶片的生态化学计量学特征变异性的关系,结果表明叶片N:P值随着年平均温度的升高而升高,P是古老的热带土壤中的主要限制性元素,N是高纬度温带地区年轻的土壤中的主要限制性元素。崔高阳等^[12]对陕西省森林各生态系统组分氮磷化学计量特征进行了研究,结果表明各组分间N、P化学计量显著正相关。此外,白雪娟等^[13]对黄土高原不同人工林叶片—凋落叶—土壤生态化学计量特征的研究以及杨佳佳等^[14]对黄土高原刺槐不同组分生态化学计量关系的研究将叶片、凋落物、土壤作为一个系统来进行讨论,分析了各组分之间的养分关系。Cao等^[15]研究了黄土高原地区刺槐人工林植被与土壤之间的耦合关系,揭示了在黄土高原地区的林分发展过程中,乔木各组织、草本、凋落物以及土壤表现出了不同的化学计量模式,P浓度在成熟林阶段的植物组织和凋落物中显著下降,为进一步研究植物-凋落物-土壤提供了理论依据。研究表明,长期以来,在黄土高原地区,辽东栎次生林以及本土的油松人工林实际上比快速生长的刺槐人工林更能提高C储量^[16]。这些研究在不同尺度上探讨了森林的化学计量特征,丰富了生态系统的化学计量特征数据库。黄土丘陵区生态环境脆弱,水土流失严重,植被恢复重建是治理该区水土流失、改善土壤质量的重要措施之一^[17],自“退耕还林”工程实施以来,人工林的大量种植使得黄土丘陵区植被恢复取得了明显效果,然而,目前已有研究主要集中在单一森林类型或同一起源的不同森林类型,而将不同起源的多种森林类型结合在一起的研究相对较少,因此有必要将人工林和天然次生林的化学计量特征进行对比分析,了解不同森林类型的养分状况,以期制订更为科学的植被恢复措施并达到更好的恢复效果。

1 研究地区及研究方法

1.1 研究区及采样点

研究区位于陕西省延安市(35°27′—38°2′N,108°50′—110°27′E),属于温带半干旱大陆性气候,年平均气温 8—9℃,年平均降雨量 550—650 mm,温度和降雨量从东南至西北呈现递减的趋势,具有明显的地域性差异。该区属于典型的黄土丘陵区,海拔 500—1600 m,地势为西北高,东南低,土壤类型主要为黄粘土、黄绵土等。研究区内不同起源的森林生态系统中,人工林主要有刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、小叶杨(*Populus simonii*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)等,林下植物有本氏针茅(*Stipa bungeana*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、唐松草(*Thalictrum petaloideum*)、黄刺玫(*Rosa xanthina*)、披针苔草(*Carex lanceolata*)等;天然次生林主要优势树种有辽东栎(*Quercus wutaishanica*)、麻栎(*Quercus acutissima*)、白桦(*Betula platyphylla*)、茶条槭(*Acer ginnala*)等,林下植被包含丁香(*Syzygium aromaticum*)、黄刺玫、披针苔草、麻叶绣线菊(*Spiraea cantoniensis*)等。

根据 2009 年陕西省森林清查资料,按照代表性和典型性原则,在研究区内选取了 6 种分布较广具有代表性的森林类型,其中人工林选取刺槐、油松和小叶杨,天然次生林选取辽东栎、麻栎和白桦,各森林均属于中龄林。为了保证立地条件的可比性,样地的选择尽可能限定在一个较小的变化范围进行,海拔高度为 1100—1300 m,坡度 20—35°。坡向主要为西南和西北方向,坡位主要为中下坡。每个森林类型选取 3 个立地条件相近的重复样地,每个样地设置大小为 20 m×30 m 样方,共计 18 个,每个森林类型样点的基本情况如表 1。

表 1 样地基本情况
Table 1 Basic status of sampling sites

林分起源 Origin of stand	森林类型 Forest type	坡向 Aspect	坡位 Slope position	坡度 Slope/(°)	海拔 Altitude/m	郁闭度 Crown density/%	平均胸径 Mean diameter at breast height/cm	平均株高 Mean plant height/m
人工林 Plantation	刺槐 <i>R. pseudoacacia</i>	西南	中坡	30	1209.0	45	14.0±0.32	9.4±0.24
	小叶杨 <i>P. simonii</i>	西北	中坡	32	1157.2	62	12.8±0.40	8.3±0.17
	油松 <i>P. tabulaeformis</i>	西北	中坡	25	1069.2	80	8.1±0.21	7.2±0.19
天然次生林 Natural secondary forest	辽东栎 <i>Q. wutaishanica</i>	西北	中坡	34	1207.3	70	12.6±0.42	8.1±0.17
	麻栎 <i>Q. acutissima</i>	西南	下坡	35	1117.2	30	9.9±0.33	7.1±0.18
	白桦 <i>B. platyphylla</i>	西北	中坡	20	1330.6	50	12.7±0.60	7.2±0.23

1.2 样品采集及处理

2012 年 8 月对选定样方内的立木进行每木检尺,记录胸径和树高,并按不同径级选择标准木 3 株。采集各样方标准木的叶片样品(用高枝剪在树冠处选择健康成熟叶分东、西、南、北 4 个方位采摘混匀)约 300g 装入档案袋带回实验室备用,每个样方内按对角线法选取 3 个有代表性的 100 cm×100 cm 的凋落物小样方,收集样方内地表凋落物约 300g 装入档案袋,并用土钻法在对应的样方内钻取 1 个 100 cm 深(按 0—10、10—20、20—30、30—50 cm 和 50—100 cm 取样)的土芯。以上采集的样品带回实验室后,植物叶片、凋落物样品均在 85℃下烘干至恒重,用粉碎机粉碎,土壤样品经过自然风干后磨碎,样品均过 0.25 mm 筛。所有样品分别采用外加热-重铬酸钾容量法、凯氏定氮法和硫酸-高氯酸消煮-钼锑抗比色法(GB 7852-87)测定其有机碳、N、P 含量。

1.3 数据分析

采用单因素方差分析(one-way ANOVA)的方法分析不同起源、同一起源不同树种间的生态化学计量特征

的差异性。各组分中 C:N、C:P 以及 N:P 值均以质量比表示^[18],表中数据为平均值±标准误($n=3$),文中显著性水平设置为 $P=0.05$ 。采用 Pearson 相关分析法对叶片-凋落物-土壤的养分浓度和化学计量特征进行分析。以上数据均在 SPSS 23.0 中进行分析。

2 结果

2.1 不同森林类型叶片 C、N、P 含量及化学计量特征

人工林中三树种叶片平均 C、N、P 含量分别为 481.76、17.07g/kg 和 1.14g/kg,在不同树种间, C 含量表现为油松>小叶杨>刺槐,其中油松和刺槐间存在极显著差异($P<0.01$), N、P 含量则为刺槐>小叶杨>油松,其中刺槐的 N、P 含量极显著大于小叶杨和油松($P<0.01$)。三树种叶片的平均 C:N、C:P、N:P 值分别为 44.18、452.72、13.86,其中油松的 C:N 值显著高于刺槐($P<0.05$),刺槐的 C:P 值极显著高于小叶杨和油松($P<0.01$), N:P 值为刺槐>小叶杨>油松,其中刺槐和小叶杨、刺槐和油松间均表现出显著性差异($P<0.05$)。

在天然次生林中,三树种的叶片平均 C、N、P 含量分别为 474.95、18.88g/kg 和 1.33g/kg,各树种间 C 含量表现为白桦>辽东栎>麻栎,其中白桦 C 含量显著高于麻栎($P<0.05$)。N、P 含量为白桦>麻栎>辽东栎,三树种间 N 含量差异不显著,而 P 含量在辽东栎和白桦、辽东栎和麻栎间均存在显著性差异($P<0.05$)。三树种的叶片 C:N、C:P、N:P 平均值分别为 25.65、372.99 和 14.49,其中辽东栎的 C:P 值显著高于麻栎和白桦($P<0.05$),而 C:N、N:P 值在各树种间差异均不显著。就人工林和天然次生林总体而言,其 C、N、P 养分及化学计量比在二者间没有差异(表 2)。

表 2 不同森林类型叶片 C、N、P 含量及化学计量比

Table 2 C, N, and P concentration and stoichiometric ratio of leaf in different forest types

林分起源 Origin of stand	森林类型 Forest type	C/ (g/kg)	N/ (g/kg)	P/ (g/kg)	C:N	C:P	N:P
人工林 Plantation	刺槐 <i>R. pseudoacacia</i>	450.30±9.36B	30.86±4.75A	1.51±0.14A	15.40±2.62B	302.73±27.57B	20.15±1.44A
	小叶杨 <i>P. simonii</i>	476.26±18.19AB	12.00±0.64B	0.96±0.04B	39.77±0.80AB	499.34±33.45A	12.57±0.89B
	油松 <i>P. tabulaeformis</i>	518.73±6.17A	8.33±2.28B	0.95±0.08B	77.36±27.79A	556.08±39.99A	8.87±2.60B
	均值 Mean±SE	481.76±19.95a	17.07±6.98a	1.14±0.19a	44.18±18.02a	452.72±76.76a	13.86±3.32a
天然次生林 Natural secondary forest	辽东栎 <i>Q. wutaishanica</i>	470.58±13.15AB	16.46±0.69A	1.04±0.12B	28.65±0.76A	467.83±57.69A	16.25±1.56A
	麻栎 <i>Q. acutissima</i>	460.21±5.55B	19.12±1.81A	1.39±0.09A	24.52±2.44A	334.74±24.05B	13.81±1.23A
	白桦 <i>B. platyphylla</i>	494.06±7.79A	21.05±1.90A	1.56±0.06A	23.77±1.69A	316.42±8.51B	13.40±0.65A
	均值 Mean±SE	474.95±10.01a	18.88±1.33a	1.33±0.16a	25.65±1.52a	372.99±47.71a	14.49±0.89a

注:不同小写字母代表不同起源间、不同大写字母代表同一起源不同树种间差异显著($P<0.05$)

2.2 不同森林类型凋落物 C、N、P 含量及化学计量特征

人工林三树种凋落物 C 含量平均值为 339.53g/kg,其中油松的凋落物 C 含量最高(433.02g/kg)且极显著高于刺槐和小叶杨($P<0.01$),凋落物 N、P 含量平均值分别为 11.33、0.71g/kg,其中以刺槐的最高,且与油松的 N、P 含量差异显著($P<0.05$),与小叶杨无明显差异。三树种凋落物的 C:N、C:P 平均值分别为 35.10、533.89,均表现为油松>小叶杨>刺槐,其中 C:N、C:P 值在油松和刺槐、油松和小叶杨间表现出极显著差异($P<0.01$)。

在天然次生林中,凋落物 C、N 含量平均值分别为 319.23、12.02g/kg,不同树种间,凋落物 C 含量表现为麻栎>白桦>辽东栎, N 含量为白桦>麻栎>辽东栎,其中 C、N 含量在不同树种间无显著性差异。凋落物平均 P

含量为 0.82g/kg,其中白桦的 P 含量最高(0.97g/kg)且与辽东栎和麻栎存在显著性差异($P<0.05$)。天然次生林中三树种凋落物的平均 C:N、C:P 和 N:P 值分别为 27.23、398.56、14.72,且在三树种间均无显著差异。就人工林和天然次生林总体而言,凋落物 C、N、P 含量及其化学计量比在人工林和天然次生林间没有差异(表 3)。

表 3 不同森林类型凋落物 C、N、P 含量及化学计量比

Table 3 C, N, and P concentration and stoichiometric ratio of litter in different forest types

林分起源 Origin of stand	森林类型 Forest type	C /(g/kg)	N /(g/kg)	P /(g/kg)	C:N	C:P	N:P
人工林 Plantation	刺槐 <i>R. pseudoacacia</i>	304.18±24.35B	14.96±2.10A	0.86±0.11A	20.97±1.7B	359.16±18.85B	17.48±1.62A
	小叶杨 <i>P. simonii</i>	281.37±17.07B	11.59±1.85AB	0.77±0.07A	25.29±3.35B	370.39±18.05B	14.94±1.12A
	油松 <i>P. tabulaeformis</i>	433.02±22.93A	7.45±0.69B	0.50±0.01B	59.22±6.72A	872.11±34.96A	15.03±1.43A
	均值 Mean±SE	339.53±47.21a	11.33±2.17a	0.71±0.11a	35.10±12.13a	533.89±169.14a	15.82±0.83a
天然次生林 Natural secondary forest	辽东栎 <i>Q. wutaishanica</i>	311.45±28.97A	11.10±1.49A	0.77±0.03B	29.36±5.79A	406.87±43.67A	14.34±1.42A
	麻栎 <i>Q. acutissima</i>	331.16±5.41A	11.36±0.35A	0.74±0.08B	29.19±0.52A	459.18±43.38A	15.69±1.26A
	白桦 <i>B. platyphylla</i>	315.08±32.31A	13.61±0.88A	0.97±0.05A	23.14±1.79A	329.63±49.95A	14.13±1.27A
	均值 Mean±SE	319.23±6.06a	12.02±0.80a	0.82±0.07a	27.23±2.05a	398.56±37.63a	14.72±0.49a

注:不同小写字母代表不同起源间、不同大写字母代表同一起源不同树种间差异显著($P<0.05$)

2.3 不同森林类型土壤 C、N、P 含量及化学计量特征

人工林中土壤 C、N 平均含量分别为 4.98、0.46g/kg,其中小叶杨林土壤中 C、N 含量最高(分别为 5.25g/kg 和 0.52g/kg),但三树种间不存在显著性差异;土壤的平均 P 含量为 0.53g/kg,在不同树种间表现为刺槐林>小叶杨林>油松林,但差异不显著。土壤平均 C:N、C:P 和 N:P 值分别为 11.20、6.86 和 0.63,其中 C:N 和 C:P 值最高的为油松林,而 N:P 值最高的为小叶杨林,化学计量比在各树种间也均未达到显著性水平。

天然次生林中土壤平均 C 含量为 7.54g/kg,各树种间表现为白桦林>麻栎林>辽东栎林,其中白桦林和麻栎林间存在显著性差异($P<0.05$),白桦林和辽东栎林间存在极显著性差异($P<0.01$);土壤平均 N 含量为 0.71g/kg,白桦林显著高于辽东栎林($P<0.05$),而平均 P 含量为 0.53g/kg,各树种间表现为白桦林>辽东栎林>麻栎林,其中在麻栎林和辽东栎林、麻栎林和白桦林间差异显著($P<0.05$)。土壤的平均 C:N 值为 10.51,各树种间表现为白桦林>辽东栎林>麻栎林,在白桦林和辽东栎林、白桦林和麻栎林间存在显著性差异($P<0.05$),平均 C:P、N:P 值分别为 14.14、1.34,其中白桦的 C:P 值显著高于辽东栎($P<0.05$),N:P 值在各树种间差异不显著。就人工林和天然次生林总体而言,天然次生林的 C、N 值以及 C:P、N:P 值均高于人工林,且差异性显著($P<0.05$)(表 4)。

在人工林中,土壤的 C、N、P 含量及化学计量特征比差异主要存在于 0—10 cm 的表层土壤,该层土壤中 C 含量依次为油松林(23.68 g/kg)>小叶杨林(17.30 g/kg)>刺槐林(15.45 g/kg),且油松林与小叶杨林、刺槐林的土壤 C 含量分别存在显著($P<0.05$)和极显著($P<0.01$)差异(图 1A),C:P 值也表现为油松林>小叶杨林>刺槐林,在油松林和刺槐林间差异显著($P<0.05$)(图 1E),其余各层土壤的 C、N、P 含量以及 C:N、C:P、N:P 值在各树种间均未达到显著性水平(图 1B、1C、1D、1F)。同时,随着土层深度的增加,C、N 含量逐渐减小,P 含量则保持相对稳定(0.56—0.61 g/kg)。

表 4 不同森林类型土壤 C、N、P 含量及化学计量比

Table 4 C, N and P concentration and stoichiometric ratio of soil in different forest types

林分起源 Origin of stand	森林类型 Forest type	C/ (g/kg)	N/ (g/kg)	P/ (g/kg)	C:N	C:P	N:P
人工林 Plantation	刺槐 <i>R. pseudoacacia</i>	4.46±0.37A	0.39±0.01A	0.56±0.00A	11.37±0.92A	7.95±0.66A	0.70±0.02A
	小叶杨 <i>P. simonii</i>	5.25±0.59A	0.52±0.11A	0.55±0.02A	10.74±1.36A	9.48±0.94A	0.92±0.17A
	油松 <i>P. tabulaeformis</i>	5.24±0.34A	0.46±0.06A	0.52±0.08A	11.48±0.74A	10.41±1.01A	0.90±0.05A
	均值 Mean±SE	4.98±0.26b	0.46±0.04b	0.53±0.01a	11.20±0.23a	6.86±3.10b	0.63±0.28b
天然次生林 Natural secondary forest	辽东栎 <i>Q. wutaishanica</i>	5.97±1.00B	0.59±0.09B	0.55±0.03A	10.12±0.33B	11.10±2.32B	1.09±0.20A
	麻栎 <i>Q. acutissima</i>	6.88±0.40B	0.69±0.04AB	0.48±0.01B	9.92±0.36B	14.29±1.02AB	1.44±0.11A
	白桦 <i>B. platyphylla</i>	9.77±0.56A	0.85±0.04A	0.58±0.01A	11.49±0.14A	17.04±1.30A	1.48±0.10A
	均值 Mean±SE	7.54±1.15a	0.71±0.08a	0.53±0.03a	10.51±0.49a	14.14±1.72a	1.34±0.13a

注:不同小写字母代表不同起源间、不同大写字母代表同一起源不同树种间差异显著 ($P<0.05$)

在天然次生林中,0—10 cm 土层中三树种的土壤 C、N、P 含量均无显著性差异;在 10—20 cm 土层中,白桦林的 C 含量显著高于辽东栎林 ($P<0.05$) (图 2A),白桦林的 P 含量显著高于麻栎林 ($P<0.05$) (图 2C),麻栎林的 N:P 值显著高于辽东栎林 ($P<0.05$) (图 2F);在 20—30 cm 的土层中,C、N 含量表现为白桦林>麻栎林>辽东栎林,且白桦林与麻栎林、辽东栎林间分别存在显著 ($P<0.05$) 和极显著差异 ($P<0.01$) (图 2A、图 2B),白桦林的 P 含量显著高于麻栎林 ($P<0.05$) (图 2C),C:P 值表现为白桦林>麻栎林>辽东栎林,其中白桦林和辽东栎林间存在极显著差异 ($P<0.01$) (图 2E),N:P 值大小依次为白桦林>麻栎林>辽东栎林,其中在辽东栎林与麻栎林、白桦林间分别表现出显著 ($P<0.05$) 和极显著差异 ($P<0.01$) (图 2F);在 30—50 cm 土层中,白桦林的 C、N 含量均显著高于辽东栎林 ($P<0.05$) (图 2A、图 2B),而 C:N 值则表现为白桦林显著高于麻栎林 ($P<0.05$) (图 2E);在 50—100 cm 的土层中,除 P 含量表现为白桦林>辽东栎林>麻栎林,在麻栎林和白桦林、辽东栎林间存在显著性差异外 ($P<0.05$) (图 2C),其余各项指标在各树种间的差异均未达到显著水平。

2.4 叶片、凋落物和土壤的养分含量及化学计量特征相关性

对叶片-凋落物-土壤间养分浓度和化学计量特征进行了 Pearson 相关性分析结果显示,人工林中,刺槐的 C:N 值在凋落物和土壤间呈显著负相关 ($P<0.05$),C:P 值在叶片与土壤间呈显著负相关 ($P<0.05$),小叶杨的 N:P 值在凋落物与土壤间呈显著正相关 ($P<0.05$),而油松的 C、N、P 及化学计量特征比在叶片与凋落物、叶片与土壤、凋落物与土壤间均未表现出显著的相关性。就人工林总体而言,N 含量在叶片与凋落物间为显著正相关关系 (表 5)。

在天然次生林中,辽东栎和白桦的 C、N、P 含量及化学计量特征比在叶片与凋落物、叶片与土壤、凋落物与土壤间均无显著相关性,而麻栎的 P 含量在凋落物与土壤间呈显著负相关 ($P<0.05$),N:P 值在凋落物与土壤间也呈显著负相关 ($P<0.05$)。就天然次生林总体而言,N 含量在凋落物和土壤间表现出极显著正相关关系 ($P<0.01$),而 C:P 值在叶片与土壤间呈显著负相关关系 ($P<0.05$) (表 5)。

3 讨论

3.1 不同森林类型叶片-凋落物-土壤的 C、N、P 含量

研究表明,针叶树种的各器官平均 C 含量比阔叶树种高 1.6%—3.4%^[19],Thomas 等^[20]发现针叶树种表现出比被子植物更大的木材 C 含量 (分别为 50.8%±0.7% 和 47.7%±0.3%),本研究结果与其一致。在人工林

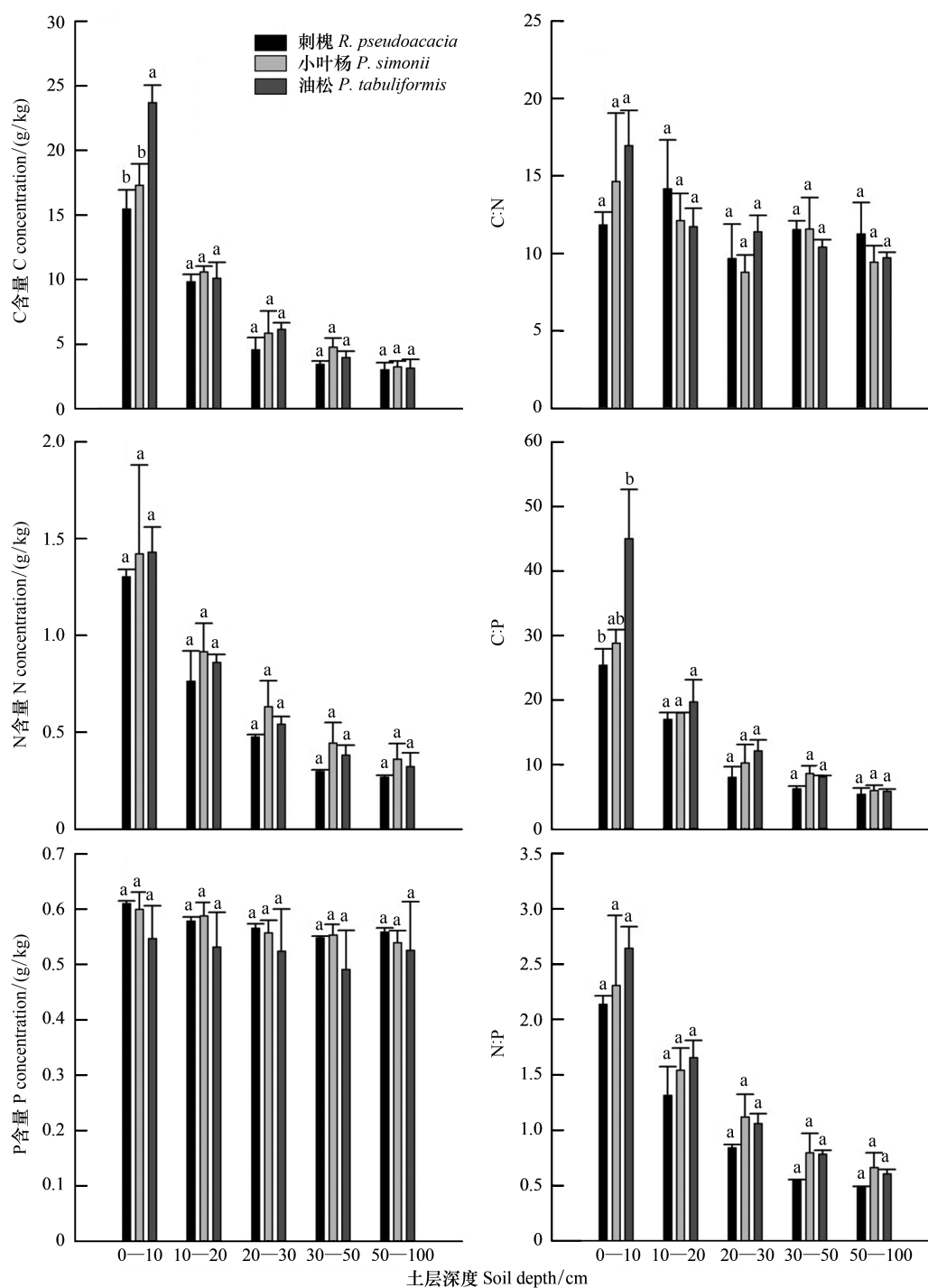


图1 人工林不同土层深度的C、N、P含量及其化学计量比

Fig.1 Concentrations of C, N, P and stoichiometric ratio in different soil layers of plantation

不同小写字母代表不同树种间差异显著 ($P < 0.05$)

生态系统中,油松针叶C含量(518.73g/kg)高于刺槐和小叶杨(450.30 、 476.26g/kg) (表2),可知各树种间油松的有机化合物含量较高^[21],而刺槐的N含量显著高于小叶杨和油松,这是由于刺槐属于固氮树种,能通过根瘤固定更多的N素。在天然次生林中,白桦的叶片C含量(494.06g/kg)显著高于辽东栎(470.58g/kg)和麻栎(460.21g/kg) (表2),表明白桦叶片的有机化合物含量高于辽东栎和麻栎。黄土丘陵区人工林和天然次生林叶片的C含量均高于郑淑霞等^[22]测得的黄土高原植物叶片的C含量(438g/kg),N、P含量则低于郑淑

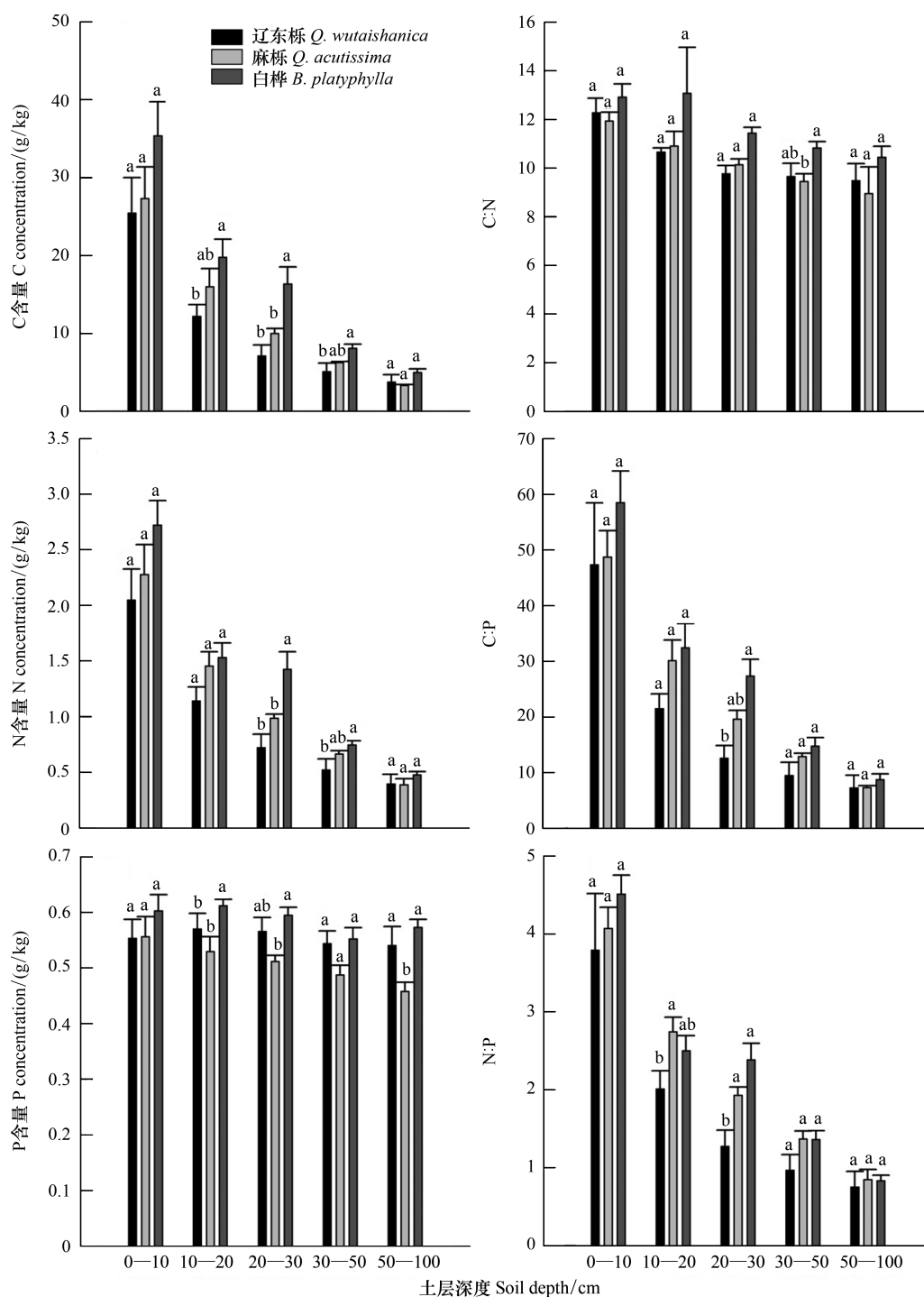


图2 天然次生林不同土层深度的 C、N、P 含量及其化学计量比

Fig.2 Concentrations of C, N, P and stoichiometric ratio in different soil layers of natural secondary forest

不同小写字母代表不同树种间差异显著 ($P < 0.05$)

霞等^[22]测得的黄土高原植物叶片的 N、P 含量 (24、1.6 g/kg), 说明了研究区内 C 含量高, N、P 含量低的特点, 且 N、P 含量低与前人研究的 N 和 P 作为植物生长的限制性元素, 其在植物体内的含量往往呈现出一致性的结果相同^[23]。

在人工林中, 油松的凋落物 C 含量显著高于刺槐和小叶杨, 这与油松叶片 C 含量高于刺槐和小叶杨的结果一致, 在天然次生林中, 白桦的凋落物 P 含量显著高于辽东栎和麻栎, 这可能是由于不同的森林类型 P 元

表 5 叶片-凋落物-土壤间养分浓度及化学计量比的相关系数 ($n=3$)
Table 5 Correlation coefficients of nutrient concentration and stoichiometric ratio in leaf-litter-soil ($n=3$)

元素 Element	组成 Composition	人工林 Plantation				天然次生林 Natural secondary forest			
		刺槐 <i>R. pseudoacaci</i>	小叶杨 <i>P. simonii</i>	油松 <i>P. tabuliformis</i>	总体 Overall	辽东栎 <i>Q. wutaishanica</i>	麻栎 <i>Q. acutissima</i>	白桦 <i>B. platyphylla</i>	总体 Overall
C	叶片与凋落物	0.74	-0.88	0.56	0.66	0.55	-0.76	-0.98	-0.16
	叶片与土壤	0.29	-0.42	0.76	0.28	-0.99	-0.31	-0.71	0.23
	凋落物与土壤	0.86	0.80	-0.12	0.35	-0.41	-0.38	0.84	0.00
N	叶片与凋落物	0.99	-0.74	-0.54	0.79*	-0.51	-0.61	-0.97	0.03
	叶片与土壤	0.52	-0.39	-0.25	-0.37	-0.84	0.26	-0.52	0.36
	凋落物与土壤	0.42	0.91	0.95	0.16	0.90	0.60	0.30	0.82**
P	叶片与凋落物	0.80	-0.58	0.63	0.64	0.17	0.91	0.47	0.63
	叶片与土壤	-0.28	-0.96	0.75	0.29	-0.74	-0.90	-0.09	-0.11
	凋落物与土壤	-0.81	0.33	-0.03	0.24	-0.79	-0.99*	0.84	0.44
C:N	叶片与凋落物	0.93	-0.84	-0.80	0.51	-0.41	-0.13	0.18	0.16
	叶片与土壤	-0.90	-0.68	0.25	0.07	-0.80	-0.78	-0.69	-0.55
	凋落物与土壤	-0.99*	0.97	0.38	0.22	-0.22	0.73	0.58	-0.45
C:P	叶片与凋落物	0.46	-0.47	-0.80	0.59	-0.68	0.97	0.40	0.06
	叶片与土壤	-0.99*	-0.01	0.77	0.61	-0.29	-0.96	-0.08	-0.68*
	凋落物与土壤	-0.51	-0.88	-0.24	0.45	-0.50	-0.87	0.88	-0.33
N:P	叶片与凋落物	0.39	0.19	-0.87	0.31	-0.27	0.41	-0.96	-0.18
	叶片与土壤	0.56	0.17	0.99	-0.35	-0.19	-0.47	-0.43	-0.56
	凋落物与土壤	-0.55	1.00*	-0.93	-0.12	0.99	-0.99*	0.67	0.36

* $P<0.05$; * * $P<0.01$.

素的释放方式存在显著差异引起的^[24-25]。人工林总体的凋落物 C、N、P 含量与天然次生林总体的凋落物 C、N、P 含量无显著差异,其中二者的 N、P 含量均与李鑫等^[26]关于黄土高原纸坊沟流域不同植物的生态化学计量学特征研究中枯落物的 N、P 平均含量(16.59、1 g/kg)差异不大。

本研究中,人工林各树种的土壤 C、N、P 含量及化学计量比均无显著差异,天然次生林的土壤 C、N 含量(7.54、0.71 g/kg)均显著高于人工林的土壤 C、N 含量(4.98、0.46 g/kg) ($P<0.05$),而 P 含量则保持相对稳定(表 4),这可能是由于 P 元素的获取方式较为单一,主要来自于自然界岩石的风化和淋溶作用,而且 P 元素所形成的矿物质具有沉积性,在土壤中不易发生迁移^[12]。在黄土丘陵区,不同起源不同类型森林的土壤 C、N、P 养分浓度随着土层深度加深而减小,其中 C、N 含量减小的幅度大,P 含量减小的范围较小。在人工林中,土壤的 C、N、P 含量及化学计量特征比的差异主要存在于表层土壤(0—10 cm)(图 1),这可能是由于表层土壤受到外界因素的干扰较大,并且凋落物归还的养分也主要集中在表层土壤。在天然次生林中,各树种的 C、N、P 含量及化学计量特征比在 0—10 cm 土层中均无显著性差异,差异主要集中在 10—50 cm 土层中(图 2),这可能是由于不同的森林类型在生长演替过程中对土壤造成的改变不同引起的,具体原因有待于做进一步研究。

本研究发现,人工林总体的 N 含量在叶片与凋落物间为显著正相关关系($P<0.05$),与姜沛沛等^[27]关于陕西省森林群落乔灌木叶片和凋落物 C、N、P 生态化学计量特征研究中乔木与凋落物的关系表现一致。在天然次生林中,麻栎的 P 含量在凋落物和土壤间表现为显著负相关关系($P<0.05$),与聂兰琴等^[28]关于鄱阳湖湿地 6 种优势植物的凋落物和土壤间 P 含量无显著相关性的研究结果不一致,这是由于生物对元素的需求和供应是由化学计量和弹性的生态交互作用共同控制^[29]。

3.2 不同森林类型叶片-凋落物-土壤的 C、N、P 生态化学计量特征

一般来说 C:N、C:P 值被认为是反映植物生长速度的重要指标^[30],油松叶片的 C:N、C:P 值均大于刺槐和小叶杨,表明油松的生长速率较低;就天然次生林而言,辽东栎叶片的 C:N 和 C:P 值大于麻栎和白桦,说明辽东栎的生长速率较低。Koerselman and Meuleman 等^[31]认为植被叶片 N:P 值反映了植物生长过程中受 N、P 元素限制的情况,当 $N:P<14$ 时,主要是受到 N 的限制,当 $N:P>16$ 时,主要是受到了 P 的限制,当 $14<N:P<16$ 时,植物生长受到 N 和 P 的共同限制。王宝荣等发现黄土高原子午岭两种天然次生林主要受 N 限制^[32],陆媛等研究表明黄土高原子午岭辽东栎的幼龄林和成熟林主要受 N 限制,近熟林受 N 和 P 共同限制^[33],赵一娉等研究表明黄土丘陵沟壑区植物生长主要受 N 元素限制^[34],本研究中人工林除刺槐的生长受到 P 限制外,小叶杨和油松的生长均受到 N 限制,天然次生林除辽东栎受到 P 限制外,麻栎和白桦的生长均受到 N 限制。

C:N 是影响凋落物分解和养分归还的重要因素,C:N 越低,凋落物分解速率越快^[35-36]。本研究中人工林油松凋落物的 C:N 值显著大于刺槐和小叶杨,表明油松凋落物的分解速率较慢,更有利于存储养分、涵养水源。天然次生林三树种的 C:N 平均值小于人工林,间接反映了天然次生林凋落物分解速率高于人工林,这与前人研究中演替时间较长的灌丛群落、常绿落叶阔叶林群落和顶极群落的凋落物分解速率较慢的结果不一致^[36],这可能是由不同的分解环境以及不同凋落物基质质量间的差异引起的^[37]。

人工林土壤的平均 C:N 值为 11.20,天然次生林土壤的平均 C:N 值为 10.51,二者与国内土壤 C:N 的平均值(10—12)一致^[24]。有研究表明,一般情况下土壤有机质 C:N 比与其分解速率成反比关系^[3],但在不同的生态系统中也会存在差异。本研究中,人工林土壤的平均 C:N 值较大,可知其土壤有机质分解速率较慢。土壤 C:P 值是表示磷有效性高低的一个指标,C:P 越低则磷的有效性越高^[3,38],本研究中人工林总体土壤的平均 C:P 值为 6.86,天然次生林的平均 C:P 值为 14.14(表 4),在一定程度上反映了人工林的磷有效性较高。

研究结果表明,在人工林中,刺槐 C:N 值在凋落物与土壤间、C:P 值在叶片与土壤间均表现为显著负相关关系($P<0.05$),在天然次生林中,麻栎的 N:P 值在凋落物和土壤间表现为显著负相关关系($P<0.05$),本研究结果与杨佳佳等^[14]对黄土高原刺槐林生态化学计量关系研究中 C:N、C:P 以及 N:P 值在叶片与凋落物间

相关性显著的结果不一致,也与王维奇等^[39]关于河口湿地植物活体—枯落物—土壤的研究中 C:N、C:P 值在植物活体和枯落物间相关性显著的结果不一致,可能的原因是水分光热条件以及人为干扰程度的不同导致了植物体生长状况和养分情况的不同,并且植物种类、生长发育期、生存环境、群落组成和结构、土壤特性等因子也会直接或间接地影响着植物化学元素含量^[40]。

本研究主要针对不同类型森林的养分含量及化学计量特征进行了探讨,而对其与环境因子的关系以及其他影响因素的关注较少,因此有必要进一步结合土壤理化特性以及环境因子等对不同森林类型叶片-凋落物-土壤间养分含量和化学计量特征进行深入研究。

4 结论

(1)在人工林中,刺槐的生长速率较快,而在天然次生林中,白桦的生长速率较快。在整个黄土丘陵区,人工林中除刺槐的生长受到 P 限制外,小叶杨和油松的生长均受到 N 限制,天然次生林中除辽东栎受到 P 限制外,麻栎和白桦的生长均受到 N 限制。

(2)人工林的凋落物分解速率总体上低于天然次生林,在人工林中刺槐的凋落物分解速率最快,油松最慢,在天然次生林中白桦的凋落物分解速率最快,辽东栎最慢。

(3)研究区内人工林土壤的磷有效性高于天然次生林,人工林中土壤 C、N、P 含量的差异主要集中在 0—10 cm 的土层,而天然次生林中土壤 C、N、P 含量的差异则主要集中在 10—50 cm 的土层中。

(4)人工林中油松、天然次生林中辽东栎和白桦在叶片、凋落物和土壤间均无显著相关性;人工林的平均 N 含量在叶片与凋落物间为显著正相关关系($P<0.05$);天然次生林的平均 N 含量在凋落物与土壤间表现为极显著正相关关系($P<0.01$),C:P 值在叶片与土壤间则为负显著相关关系($P<0.05$)。

参考文献(References):

- [1] Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, Chadwick O A. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 2010, 20(1): 5-15.
- [2] 李从娟, 徐新文, 孙永强, 邱永志, 李生宇, 高培, 钟显彬, 闫健, 王桂芬. 不同生境下三种荒漠植物叶片及土壤 C、N、P 的化学计量特征. *干旱区地理*, 2014, 37(5): 996-1004.
- [3] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征. *生态学报*, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [4] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Ngai J T, Seabloom E W, Shurin J B, Smith J E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, 10(12): 1135-1142.
- [5] Ågren G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematic*, 2008, 39(1): 153-170.
- [6] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, Dobberfuhl D R, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham S S, McCauley E, Schulz K L, Siemann E H, Sterner R W. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000, 408(6812): 578-580.
- [7] Sterner R W, Elser J J. *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [8] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学:复杂生命系统奥秘的探索. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [9] 贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学:探索从个体到生态系统的统一化理论. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 2-6.
- [10] McGroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial redfield-type ratios. *Ecology*, 2008, 85(9): 2390-2401.
- [11] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [12] 崔高阳, 曹 扬, 陈云明. 陕西省森林各生态系统组分氮磷化学计量特征. *植物生态学报*, 2015, 39(12): 1146-1155.
- [13] 白雪娟, 曾全超, 安韶山, 张海鑫, 王宝荣. 黄土高原不同人工林叶片-凋落叶-土壤生态化学计量特征. *应用生态学报*, 2016, 27(12): 3823-3830.
- [14] 杨佳佳, 张向茹, 马露莎, 陈亚南, 党廷辉, 安韶山. 黄土高原刺槐林不同组分生态化学计量关系研究. *土壤学报*, 2014, 51(1):

133-142.

- [15] Cao Y, Chen Y M. Coupling of plant and soil C:N:P stoichiometry in black locust (*Robinia pseudoacacia*) plantations on the Loess Plateau, China. *Trees*, 2017, 31(5): 1559-1570.
- [16] 刘兴诏, 周国逸, 张德强, 刘世忠, 褚国伟, 闫俊华. 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中 N、P 的化学计量特征. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 64-71.
- [17] Cao Y, Chen Y M. Ecosystem C:N:P stoichiometry and carbon storage in plantations and a secondary forest on the Loess Plateau, China. *Ecological Engineering*, 2017, 105: 125-132.
- [18] 阎恩荣, 王希华, 郭明, 仲强, 周武. 浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林与落叶阔叶林的 C:N:P 化学计量特征. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 48-57.
- [19] 马钦彦, 陈遐林, 王娟, 蔺琛, 康峰峰, 曹文强, 马志波, 李文宇. 华北主要森林类型建群种的含碳率分析. *北京林业大学学报*, 2002, 24(5): 96-100.
- [20] Thomas S C, Martin A R. Carbon content of tree tissues: a synthesis. *Forests*, 2012, 3(2): 332-352.
- [21] 鲍雅静, 李政海, 韩兴国, 宋国宝, 杨晓慧, 吕海燕. 植物热值及其生物生态学属性. *生态学报*, 2006, 25(9): 1095-1103.
- [22] 郑淑霞, 上官周平. 黄土高原地区植物叶片养分组成的空间分布格局. *自然科学进展*, 2006, 16(8): 965-973.
- [23] Redfield A C. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, 1958, 46(3): 205-211.
- [24] 黄昌勇. 土壤学. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [25] 李雪峰, 张岩, 牛丽君, 韩士杰. 长白山白桦 (*Betula platyphlla*) 纯林和白桦山杨 (*Populus davidiana*) 混交林凋落物的分解. *生态学报*, 2007, 27(5): 1782-1790.
- [26] 李鑫, 曾全超, 安韶山, 董扬红, 李娅芸. 黄土高原纸坊沟流域不同植物叶片及枯落物的生态化学计量学特征研究. *环境科学*, 2015, 36(3): 1084-1091.
- [27] 姜沛沛, 曹扬, 陈云明. 陕西省森林群落乔灌木叶片和凋落物 C、N、P 生态化学计量特征. *应用生态学报*, 2016, 27(2): 365-372.
- [28] 聂兰琴, 吴琴, 尧波, 付姗, 胡启武. 鄱阳湖湿地优势植物叶片-凋落物-土壤碳氮磷化学计量特征. *生态学报*, 2016, 36(7): 1898-1906.
- [29] Vitousek P M. Stoichiometry and flexibility in the Hawaiian model system//Melillo J M, Field C B, Moldan B, eds. *SCOPE 61: Interactions of the Major Biogeochemical Cycles: Global Change and Human Impacts*. Washington, DC: Island Press, 2003: 117-134.
- [30] Ågren G I. The C:N:P stoichiometry of autotrophs-theory and observations. *Ecology Letters*, 2004, 7(3): 185-191.
- [31] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [32] 王宝荣, 曾全超, 安韶山, 张海鑫, 白雪娟. 黄土高原子午岭林区两种天然次生林植物叶片-凋落叶-土壤生态化学计量特征. *生态学报*, 2017, 37(16): 5461-5473.
- [33] 陆媛, 陈云明, 曹扬, 宋超. 黄土高原子午岭辽东栎林植物和土壤碳氮磷化学计量学特征. *水土保持学报*, 2015, 29(3): 196-201.
- [34] 赵一娉, 曹扬, 陈云明, 彭守璋. 黄土丘陵沟壑区森林生态系统生态化学计量特征. *生态学报*, 2017, 37(16): 5451-5460.
- [35] 马文济, 赵延涛, 张晴晴, Arshad A, 史青茹, 阎恩荣. 浙江天童常绿阔叶林不同演替阶段地表凋落物的 C:N:P 化学计量特征. *植物生态学报*, 2014, 38(8): 833-842.
- [36] 潘复静, 张伟, 王克林, 何寻阳, 梁士楚, 韦国富. 典型喀斯特峰丛洼地植被群落凋落物 C:N:P 生态化学计量特征. *生态学报*, 2011, 31(2): 335-343.
- [37] 李雪峰, 韩士杰, 张岩. 降水量变化对蒙古栎落叶分解过程的间接影响. *应用生态学报*, 2007, 18(2): 261-266.
- [38] 俞月凤, 彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 王克林, 文丽, 范夫静. 喀斯特峰丛洼地不同森林类型植物和土壤 C、N、P 化学计量特征. *应用生态学报*, 2014, 25(4): 947-954.
- [39] 王维奇, 徐玲琳, 曾从盛, 仝川, 张林海. 河口湿地植物活体-枯落物-土壤的碳氮磷生态化学计量特征. *生态学报*, 2011, 31(23): 7119-7124.
- [40] 曹建华, 李小波, 赵春梅, 蒋菊生, 谢贵水. 森林生态系统养分循环研究进展. *热带农业科学*, 2007, 27(6): 68-79.